

# Laubfarbe und Chloroplastenbildung bei immergrünen Holzgewächsen

von

Dr. Valentin Vouk.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institut der k. k. Wiener Universität.

(Mit 6 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 17. Dezember 1908.)

## Einleitung.

Nach zahlreichen Untersuchungen über den grünen Farbstoff des Laubes wies Wiesner letzthin<sup>1</sup> speziell auf den individuellen Charakterwert der grünen Laubfarbe für die Gewächse, d. h. »auf das spezifische Grün des Laubes der Holzgewächse innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses« hin. Aus den diesbezüglichen Untersuchungen ergab sich eine wesentliche Differenz im Ergrünungsprozeß bei sommer- und immergrünen Holzgewächsen. Bei ersteren schreitet die Zunahme des Grüns der Blätter, welche durch eine Vermehrung der Chloroplasten bedingt wird, so lange fort, als sie wachsen. Nach Abschluß des Wachstums findet hingegen weder eine Vermehrung der Chloroplasten noch eine Chlorophyllzunahme statt. Anders ist es bei den Blättern immergrüner Gewächse; hier wird in der Regel das stationäre Grün mit der Beendigung des Wachstums noch nicht erreicht, es stellt sich vielmehr erst im zweiten oder dritten Jahre ein.

---

<sup>1</sup> J. Wiesner, Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig, Verlag Engelmann, 1907, p. 220—250.

In ähnlicher Richtung durchgeführte Beobachtungen Jönsson's<sup>1</sup> stimmen im wesentlichen mit denen Wiesner's überein; ich betone aber, daß Wiesner ganz unabhängig von der Abhandlung Jönsson's zu den genannten Resultaten kam und sich auch behufs Feststellung der Tatsachen ganz anderer Methoden bediente.

Das Ergrünen des Laubes beruht allerdings auf der Zunahme des Chlorophylls.<sup>2</sup> Dabei sind aber zunächst zwei Fälle möglich: entweder nimmt die Menge des Chlorophylls zu, ohne daß eine Vermehrung der Chloroplasten eintritt, oder es geht die Zunahme des Chlorophylls mit der Vermehrung der Chloroplasten Hand in Hand.

Es ist bis jetzt noch nicht entschieden worden, ob der eine oder der andere Fall in der Natur realisiert ist. Noch weniger ist aber entschieden die Frage, ob nicht sowohl eine Vermehrung der Chloroplasten als auch eine gleichzeitige Zunahme des Chlorophylls stattfindet. Es liegt diesbezüglich nur eine einzige Beobachtung Mikosch's vor, nach welcher tatsächlich bei ausgewachsenen Blättern von *Pinus Laricio* und *Pinus montana* eine Chloroplastenvermehrung vor sich geht. Auch wäre noch zu erwägen, ob nicht auch eine Änderung im Verhältnis der Quantität von Chlorophyll und Xanthophyll stattfindet.<sup>3</sup>

---

Die Vermehrung der Chloroplasten kann bekanntlich auf zweierlei Weise vor sich gehen: entweder durch die Teilung der vorhandenen Chloroplasten (Nägeli 1846) oder durch die Neubildung aus Plastiden (Schimper 1882); beide Entstehungsweisen können natürlich innerhalb ein und desselben

<sup>1</sup> B. Jönsson, Färgbestämningar för klorophyllet hos skilda växtformer. (Farbenbestimmungen des Chlorophylls bei verschiedenen Pflanzenformen.) Bihang till k svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar. Bd. XXVIII, Nr. 8 (1902).

<sup>2</sup> Unter Chlorophyll meine ich immer das Chlorophyllpigment.

<sup>3</sup> Nach den Untersuchungen von Cäcilie Stein beruht die Zunahme der grünen Farbe des Laubes nicht nur auf einer Vermehrung des Chlorophylls, sondern auch auf der Abnahme des Xanthophylls im Verhältnis zum Chlorophyll. (Verhandl. der k. k. zool.-bot. Gesellschaft in Wien, 1908, 2. u. 3. Heft, p. 88.)

Gewebes zusammen auftreten. Der Nachweis der »direkten oder indirekten« Teilungszustände<sup>1</sup> der Chloroplasten bei ausgewachsenen, aber noch nicht völlig ergrüntem Blättern wird dafür sprechen, daß das fortschreitende Ergrünen derselben an die Vermehrung der Chloroplasten gebunden ist. Das Vorhandensein der Plastiden bei den ausgewachsenen Blättern ist jedoch schon darum zweifelhaft, weil diese Entstehungsweise der Chloroplasten gewöhnlich nur auf jugendliche Organe, wie Vegetationsspitzen und Blattanlagen, gebunden ist. Jedenfalls müßte man im Falle der Neubildung der Chloroplasten aus Plastiden dieselben in verschiedenen Entwicklungsstadien und Größen in einer Zelle beobachten können.

Der mikroskopischen Untersuchung habe ich von jeder Pflanze nur ausgewachsene,<sup>2</sup> aber verschieden grün gefärbte, gewöhnlich einjährige (heurige) und zweijährige (vorjährige), manchmal auch dreijährige Blätter unterworfen. Zur Bestimmung des spezifischen Grüns der untersuchten Blätter benützte ich die von Wiesner als »sehr geeignetes Werkzeug« erprobte und angewendete internationale Farbenskala von Radde. Das untersuchte Material stammt einesteils aus dem Gewächshause des pflanzenphysiologischen Institutes und aus dem botanischen Garten der Wiener Universität, andernteils aus den Schönbrunner Gewächshäusern.

Die verschiedene Quellbarkeit und die verschiedene Resistenz der Chloroplasten macht bei der mikroskopischen Beobachtung der im Wasser eingelegten Schnitte einige Schwierigkeiten. Durch das langsame Tupfen mit dem Finger auf das Deckgläschen gelingt es manchmal, wie z. B. bei *Hedera helix*,

---

<sup>1</sup> Diese Bezeichnung der Teilungsarten der Chloroplasten hat Schmitz (vgl. Schimper, Pringsh. Jahrb., Bd. XVI, 1885, p. 192) im Vergleich mit der Kernteilung aufgestellt. Die »direkte Teilung« entspricht der gewöhnlichen Einschnürung und die »indirekte Teilung« entspricht dem *Hartwegia*-Typus der Teilung (Mikosch, Über Vermehrung der Chlorophyllkörner durch Teilung. Österr. Bot. Zeit., XXVII. Jahrg., 1877) mit der Bildung einer hellen, ungefärbten Plasmazone in der Einschnürungsstelle. Über diese »indirekte Teilung« wird in dieser Arbeit ausführlicher berichtet (vgl. p. 1371).

<sup>2</sup> Ob die jungen Blätter in bezug auf die Volumgröße schon vollständig ausgewachsen sind, kann man im Vergleich mit den alten Blättern mit einer gewissen Sicherheit auch ohne spezielle Messungen entscheiden.

die Chloroplasten zum Austritt zu bringen, so daß man sie in ihrer natürlichen Form, vollständig unverquollen beobachten kann, was aber bei den meisten der untersuchten Pflanzen nicht der Fall ist. Bei *Pinus uliginosa* z. B. ist eine Untersuchung der Chloroplasten bei den in Wasser eingelegten Schnitten fast ausgeschlossen; die Chloroplasten werden vollständig desorganisiert, so daß in den Zellen nur eine grüne, homogene, verquollene Plasmamasse erscheint. Das Einlegen der Schnitte in Oliven-, Leinöl und Glyzerin nützte in diesen Fällen sehr wenig. Es erwies sich also als notwendig, durch entsprechendes Fixieren und Färben der Objekte die gewünschten Resultate zu erzielen.

Zum Fixieren der Objekte habe ich das von Zimmermann<sup>1</sup> zur Chromatophorenfixierung bestens empfohlene Sublimat-Pikrinsäuregemisch<sup>2</sup> mit gutem Erfolg angewendet. Die Objekte werden in diesem Gemisch 12 bis 24 Stunden (auch länger) liegen gelassen,<sup>3</sup> sodann mit Wasser gut ausgewaschen und stufenweise bis zu 75% steigendem Alkohol nachgehärtet. Zur Untersuchung genügten mir vollkommen Freihandschnitte. Die zur Färbung der Chloroplasten angewandte, von Zimmermann<sup>4</sup> als »Säurefuchsin B« genannte Methode leistete mir sehr gute Dienste. Jodgrünfärbung fand ich weniger brauchbar. Die Schnitte wurden vorsichtshalber vor dem Einlegen in die wässrige Säurefuchsinlösung in Alkohol von abnehmender Konzentration überführt. Im Farbstoff ließ ich die Schnitte 48 Stunden, gewöhnlich auch länger, liegen. Die Schnitte werden jetzt mit Wasser gewaschen, was gewöhnlich nicht länger als zwei, höchstens vier Minuten

<sup>1</sup> A. Zimmermann, Die botanische Mikrotechnik, 1892, § 351, p. 197.

<sup>2</sup> Wässrige und gesättigte Lösungen von Sublimat und Pikrinsäure zu gleichen Teilen gemischt.

<sup>3</sup> Nicht unerwähnt möchte ich lassen, daß sich in den Chloroplasten in den meisten Fällen durch die Einwirkung von Pikrinsäure kleine, rundliche, manchmal zu größeren Klümpchen gewordene, immer braun gefärbte Hypochlorinkristalle ausgeschieden haben (vgl. diesbezüglich Pringsheim, Untersuchungen über Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion, Jahrb. f. wiss. Bot., 1882, XIII).

<sup>4</sup> A. Zimmermann, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Tübingen 1890, Verl. Laup, p. 12.

dauern darf. Nach einer vollständigen Entwässerung mittels Phenol (auch steigendem Alkohol) konnte ich auf diese Weise durch das Übertragen in Nelkenöl und schließlich in Kanadabalsam sehr brauchbare Präparate herstellen.

In derartigen Präparaten erscheinen außer den Chloroplasten auch ganz kleine, rundliche, in den Zellen zerstreute Körperchen sehr intensiv gefärbt, in welchen ich die von Zimmermann entdeckten<sup>1</sup> und als »Granula« benannten Gebilde erkannte. Das Vorkommen dieser Zimmermann'schen Granula in den von mir untersuchten Blättern gab mir den Anlaß, dieselben nicht außer acht zu lassen und nebenbei zu berücksichtigen.

## Spezielle Untersuchungen.

### *Hedera helix* L.

Untersucht am 2. Juni 1907. Es wurden verschiedene ausgewachsene, aber je nach dem Alter auch verschieden gefärbte Blätter von Efeu untersucht. Das stationäre Grün — wobei sich die Oberseite von der Unterseite des Blattes auffallend unterscheidet — erreicht den Farbenton (nach Radde'schen Tafeln) *O*: Gr. Kard. 13*c*, *U*: Gr. Kard. 13*k*.<sup>2</sup> Das lichteste Grün der schon ausgewachsenen Blätter konstatierte ich als *O*: Gr. Kard. 13*l*, *U*: Gr. Kard. 13*r*. Gerade solche Blätter mit den extremsten Farbentönen im Grün habe ich einer mikroskopischen Untersuchung betreffs der Chloroplastenvermehrung unterzogen.

Zuerst untersuchte ich die Blätter, welche schon längst das stationäre Grün erreicht hatten: Die Chloroplasten verhalten sich im Wasser nicht besonders resistent; sie verquellen ziemlich leicht und zeigen dabei verschiedene längliche, gewundene, gekrümmte, meistens zerrissene Gestalten. Innerhalb einiger unverletzter Palisadenzellen erscheinen die Chloroplasten sehr wenig gequollen. Kleine, rundliche und

<sup>1</sup> A. Zimmermann, wie vorher. Über bisher nicht beobachtete Inhaltskörper des Assimilationsgewebes, p. 38 ff.

<sup>2</sup> *O*: Gr. Kard. 13*c* = Oberseite (des Blattes) Grasgr. Kardinalton 13*c*; *U*: Gr. Kard. 13*r* = Unterseite (des Blattes) Grasgr. Kardinalton 13*r*.

tiefgrüne Chloroplasten erfüllen die Zellen beinahe vollständig. Die Teilungszustände der Chloroplasten konnte ich in keinem Falle beobachten.

Die Untersuchung der lichtgrünen, einjährigen Blätter ergibt andere Resultate. Die Chloroplasten zeigen sich gegen das Einwirken von Wasser viel widerstandsfähiger als solche aus den vorjährigen Blättern. Einige außerhalb der Schnitte im Wasser schwimmende Körner erscheinen vollständig unverseht in ihrer natürlichen Form und Größe, andere aber weisen mehr oder weniger veränderte Gestalt auf. Auf den ersten



Fig. 1.

Verschiedene Teilungsstadien der Chloroplasten bei *Hedera helix*;  
*a-e* direkte, *f-k* indirekte Teilungen.

Blick konnte ich die Teilungen in verschiedenen Entwicklungsstadien, sogar solche mit der gebildeten hellen, mittleren Einschnürungszone (Fig. 1) beobachten; die letzterwähnten indirekten Teilungen sieht man besonders deutlich an den Chloroplasten, welche vereinzelt aus den Schnitten ins Wasser gelangten. In den Zellen innerhalb des Schnittes sind solche Teilungsstadien viel schwieriger zu finden.

Die angewandte Methode des »Zählens« der Chloroplasten innerhalb der bestimmten Zellen eines gewissen Gewebes ergibt, abgesehen von eventuellen Ungenauigkeiten,<sup>1</sup> folgende vergleichbare Resultate:

<sup>1</sup> Da Ungenauigkeiten und Irrtümer bei Anwendung dieser Methode unvermeidlich sind, mußte ich bei weiteren Untersuchungen von ihr abschen. Es ist aber auch ohnedies in den meisten Fällen beim Vergleichen der in der Färbung sehr abweichenden Blätter eine quantitative Zunahme der Chloroplasten wahrnehmbar.

## 1. Blatt

Palisadenzelle, *O*: Gr. Kard. 13*l*. . . . . 11 Chloroplasten,  
 Schwammparenchymzelle, *U*: Gr. Kard. 13*r*. . . 5 »

## 2. Blatt

Palisadenzelle, *O*: Gr. Kard. 13*r* . . . . . 28 »  
 Schwammparenchymzelle, *U*: Gr. Kard. 13*k*. . 17 »

Dabei ist die angegebene Zahl der Chloroplasten mit Rücksicht auf die Größe der Zellen der mittlere Wert von einer Reihe der durchgeführten Zählungen. Die Zahlenwerte

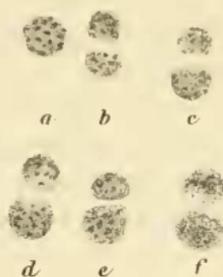


Fig. 2.

Gequollene und granuliert erscheinende Chloroplasten von *Ruscus aculeatus*; *b-d* indirekte Teilungsstadien.

beweisen entschieden, daß eine Vermehrung der Chloroplasten durch die Teilung wirklich stattfindet.

**Ruscus aculeatus L.**

Untersucht am 14. November 1907. Es wurden zunächst eben herangewachsene Phyllokladien, welche den grünen Farbenton Gr. Kard. 13*k* zeigten, untersucht. Die Chloroplasten erweisen sich im Wasser wenig resistent und verquellen ziemlich leicht; jedoch variiert dieses Verhalten der Chloroplasten insoweit, daß sehr viele als kaum ein wenig angequollen, einige auch vollständig unversehrt erscheinen. Auf den ersten Blick kann man reichlich Teilungen in allen möglichen Entwicklungsstadien beobachten: rundliche, etwas in die Länge gezogene, schwach eingeschnürte, tief eingeschnürte und sogar solche mit der hellen mittleren Einschnürungszone. Die

Vermehrung der Chloroplasten scheint sehr rege vor sich zu gehen, und zwar durch direkte wie auch indirekte Teilung.

Vergleichend wurden nachher die älteren Phyllokladien, welche schon das stationäre Grün erreicht haben, untersucht. Das stationäre Grün zeigt den Ton Gr. Kard. 13*e*. Die rundlichen Chloroplasten erscheinen stark angequollen, so daß die granuläre Struktur sichtbar wird und erfüllen dicht aneinandergedrängt die Zellen. Die Chloroplasten sind in diesem Falle auffallend groß im Vergleich mit denen aus den lichtgrünen (Gr. Kard. 13*k*) jüngeren Phyllokladien. Nach den durchgeführten Messungen weisen die letzteren im Durchmesser eine Größe von 3 bis 4  $\mu$ , die ersteren aber von 6 bis 8  $\mu$  auf. Möglicherweise nehmen die Chloroplasten mit der fortschreitenden Vermehrung auch an ihrer individuellen Größe zu oder sie erscheinen nur infolge des stärkeren Quellungsvermögens größer. Mit bezug auf den später zu erwähnenden ähnlichen Fall bei *Malpighia coccigera* bin ich geneigt, die erstere Deutung anzunehmen. Teilungen konnte ich nicht nachweisen.

Aus dieser vergleichenden Untersuchung sehen wir deutlich, daß bei den ausgewachsenen Phyllokladien von *Ruscus aculeatus* die Vermehrung der Chloroplasten durch die direkte und indirekte Teilung mit einer gleichzeitigen Zunahme ihrer individuellen Größe bis zur Erreichung des stationären Grüns fort dauert.

### *Evonymus japonica* L. f.

Untersucht am 30. November 1907. Zu dieser Zeit zeigten die ausgewachsenen heurigen Blätter dieses immergrünen Baumes den Farbenton *O*: Gr. Kard. 13*k*, *U*: Gr. Kard. 13*r*. Die Chloroplasten verquellen im Wasser sehr leicht und werden beinahe vollständig desorganisiert. Jedoch konnte ich in unverletzten Zellen einige Teilungen beobachten; die Teilung geht wahrscheinlich nur durch den Einschnürungsvorgang vor sich.

Das stationäre Grün wird in der zweiten Vegetationsperiode, manchesmal sogar Ende des ersten Jahres, mit dem Farbenton *O*: Gr. 1. Übergang in Blau 14*e-f*, *U*: Gr. Kard. 13*p*

erreicht. Die Chloroplasten der vorjährigen Blätter erscheinen gegen Einwirken von Wasser doch etwas widerstandsfähiger; sie quellen zwar ziemlich leicht auf, aber die Struktur wird nicht vollständig zerstört. Teilungszustände habe ich absolut keine beobachtet.

### ***Buxus sempervirens* L.**

Untersucht am 12. November 1907. Einjährige, ausgewachsene Blätter erreichen den Farbenton O: Gr. Kard. 13g—h. U: Gr. Kard. 13o. Das stationäre Grün, d. h. das Maximum der Chlorophyllbildung fällt schon in das zweite Jahr mit dem Ton O: Gr. Kard. 13e. Nach den Beobachtungen von Jönsson<sup>1</sup> erstreckt sich diese Periode der Chlorophyllbildung sogar über drei Jahre. Allenfalls sind die Unterschiede in der Färbung der verschiedenen alten, ausgewachsenen Blätter sehr gering und schwanken im ganzen zwischen Gr. Kard. 13e—13h. Die Chloroplasten verquellen im Wasser sehr stark, wodurch die mikroskopische Untersuchung der im Wasser eingelegten Schnitte erschwert wird. Jedoch konnte ich nach längerem Untersuchen der heurigen Blätter einige in der Teilung begriffene Chloroplasten beobachten. Die Art der Teilung konnte ich an diesen wenigen, aufgequollenen, unregelmäßig eingeschnürten Chloroplasten nicht entscheiden. Jedenfalls geht die Vermehrung der Chloroplasten bei den ausgewachsenen,<sup>2</sup> aber noch nicht völlig ergrünten Blättern, wenn auch sehr langsam, vor sich.

### ***Malpighia coccigera* L.**

Untersucht am 8. Dezember 1907. Das Material stammt aus den Schönbrunner Gewächshäusern. Zur Zeit der Untersuchung erscheinen alle Blätter zur normalen Größe ausgewachsen. Der heurige Trieb hat drei Paar Blätter entwickelt, welche alle wie auch die vorjährigen je nach dem Alter verschieden grüne Färbung zeigen. Von der Triebspitze ausgehend, verhält sich die Färbung wie folgt:

<sup>1</sup> Vgl. Wiesner, Lichtgenuß, I. c., p. 249.

<sup>2</sup> Nach Jönsson (I. c.) fällt auch das Wachstumsende des Blattes von *Buxus sempervirens* erst in das dritte Jahr.

1.	Blattpaar,	O:	Gr. Kard.	13qu,	U:	Gr. Kard.	13t - u
2.	»	»	»	»	13p,	»	»
3.	»	»	»	»	13o,	»	»
4.	»	»	»	»	13m,	»	»
5.	»	»	»	»	13k,	»	»
6.	»	»	»	»	13g,	»	»

Die ersten drei Blattpaare gehören dem Triebe der letzten Vegetationsperiode an. Das stationäre Grün wird wahrscheinlich in der zweiten Vegetationsperiode erreicht. In der Entwicklung der grünen Blattfärbung unterscheidet sich die Oberseite auffallend von der Unterseite, welche viel langsamer ergrünt. Das stationäre Grün der Blattunterseite erreicht kaum den Farbenton der Oberseite des jüngsten ausgewachsenen Blattes.

Die Chloroplasten verhalten sich gegen die Einwirkung des Wassers ziemlich resistent. Nicht selten erscheinen im Wasser verschiedenförmige Deformationsgestalten der Chloroplasten; manchmal zeigen sich auch Degenerationserscheinungen, welche auf Quellung der Chloroplasten zurückzuführen sind.

Bei den ersten vier Blattpaaren konnte ich reichlich Vermehrung der Chloroplasten und zwar durch direkte Teilung nachweisen. Bei den letzten zwei Blattpaaren habe ich nach den Teilungen vergeblich gesucht. Hand in Hand geht also mit der Sättigung der grünen Blattfarbe Chloroplastenbildung vor sich.

Bei der vergleichenden Untersuchung der in der Färbung extremsten Blätter erscheint der Unterschied in der relativen Größe der Chloroplasten als sehr auffallend. Nach den durchgeführten Messungen zeigen die jungen Chloroplasten des ersten Blattpaares die Größe von 2 bis 4  $\mu$  (im Durchmesser), dagegen die alten Chloroplasten der stationär grünen Blätter die Größe von 4 bis 6  $\mu$ ; die Chloroplasten des mittleren Blattpaares zeigen eine Zwischengröße von 3 bis 5  $\mu$ . Es findet also eine sichtliche individuelle Größenzunahme der Chloroplasten mit der fortschreitenden Vermehrung derselben statt. Die Chloroplastenbildung ist in diesem Falle nicht nur mit

einer Vermehrung, sondern auch mit der individuellen Größenzunahme der Chloroplasten verbunden.

### *Heteropteris argentea* H. B. K.<sup>1</sup>

Untersucht am 11. Dezember 1907. Das Material stammt aus den Schönbrunner Gewächshäusern. Es wurden einjährige Blätter mit dem Farbenton Gelbgrün 12*m—n* und zweijährige mit dem stationären Farbenton Gr. Kard. 13*g—h* untersucht. Die Chloroplasten in den jungen Blättern erweisen sich im Wasser widerstandsfähiger als die in den alten Blättern. Bei den ersteren wird nur mehr oder weniger die Form der Chloroplasten verändert, bei den letzteren konnte man erst durch das Einlegen der Schnitte in Öl das allzu starke Aufquellen insoweit verhindern, daß doch eine Beobachtung ermöglicht war.



Fig. 3.

Chloroplastenteilung bei *Heteropteris argentea*.

Bei den jungen, einjährigen Blättern habe ich zahlreiche direkte wie auch typische indirekte Teilungen (Fig. 3) beobachtet. Bei den alten, stationär grünen Blättern war die Beobachtung durch das erwähnte starke Aufquellen der Chloroplasten erschwert und ich konnte keine Teilungen nachweisen. Ich halte es auch für gänzlich ausgeschlossen, daß sich solche in den mit Chloroplasten vollgefüllten Zellen befinden. Jedenfalls ist die Vermehrung der Chloroplasten bei den ausgewachsenen, aber noch nicht völlig ergrünten Blättern festgestellt.

### *Hakea suaveolens* R. Br.

Untersucht am 23. Jänner 1908. Das Material stammt aus den Schönbrunner Gewächshäusern. Die Pflanze ist ein schönes und typisches Beispiel der Pigmentbildung im immergrünen Laube. Der ganze einjährige Trieb war zur Zeit der Untersuchung nahezu vollständig ausgewachsen, erschien aber

<sup>1</sup> = *Banisteria argentea* Spreng.

gleichmäßig und auffallend lichtgrün (Gr. Kard. 13*r*) gefärbt. Das stationäre Grün wird in der zweiten Vegetationsperiode mit dem Farbenton Gr. Kard. 13*g—h* erreicht.

Nachdem eine Beobachtung der frischen Schnitte im Wasser wegen der vollständigen Zerstörung der Chloroplastenstruktur unmöglich war, konnte ich erst durch Fixieren und Färben (siehe p. 1340) des Materials zu dem gewünschten Ziele kommen. Bei den lichtgrünen einjährigen Blättern habe ich eine reichliche Vermehrung durch Teilung festgestellt. Die Art der Teilung ist auf dem fixierten Objekt nicht nachweisbar; jedenfalls ist eine gewisse Einschnürung vorhanden.

Die im Assimilationsgewebe gesuchten Granula konnte ich bei den jungen wie bei den alten Blättern nicht mit Sicherheit nachweisen.

### **Calothamnus alaunata.<sup>1</sup>**

Untersucht am 24. Jänner 1908. Das Material stammt aus den Schönbrunner Gewächshäusern. Die einjährigen Blätter erreichten zur Zeit der Untersuchung den Farbenton Gr. Kard. 13*qu*. Das stationäre Grün wird wahrscheinlich erst im dritten Jahre mit dem Ton Gr. Kard. 13*g—h* erreicht. Die Chloroplasten werden im Wasser vollständig desorganisiert; es erscheint in den Zellen nur eine grüne, homogene Plasmamasse. Auch durch das angewandte Fixieren und Färben habe ich kein klares Bild bekommen können. Von einer Vermehrung der Chloroplasten durch Teilung kann ich nur mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit sprechen; sicher bewiesen habe ich sie nicht.

### **Taxus baccata L.**

Untersucht am 23. Oktober 1907. Das stationäre Grün wird erst, wie Wiesner<sup>2</sup> berichtet, im dritten Jahre mit dem Farbenton *O*: Gr. Kard. 13*d* erreicht, zuweilen aber im zweiten Jahre. Zur Zeit der Untersuchung habe ich bei den einjährigen (heurig)en Nadeln je nach dem Alter und der Belichtung

<sup>1</sup> Nicht im Ind. Kew.

<sup>2</sup> Wiesner, l. c., p. 233.

derselben einen verschieden grünen Farbenton konstatiert. Einige zeigten den Ton *O*: Gr. Kard. 13*m*—*n*, *U*: Gr. Kard. 13*r*, andere *O*: Gr. Kard. 13*g*—*h*, *U*: Gr. Kard. 13*o*; die langen, aufrechten Triebe zeigten sogar den Ton *O*: Gr. Kard. 13*e*. Die letzteren erreichen das stationäre Grün im zweiten Jahre.

Das Material wurde im frischen wie im fixierten Zustand untersucht. Die Chloroplasten desorganisieren sich im Wasser sehr leicht, immerhin aber bei den jüngeren Nadeln viel leichter als bei den älteren. Ebenso merkt man auch den Unterschied in der Widerstandsfähigkeit gegen Wasser der Chloroplasten des Palisaden- und Schwammparenchyms. In den unverletzten Zellen des Palisadenparenchyms kann man bei den älteren Nadeln völlig unversehrte Chloroplasten beobachten, im Schwammparenchym ist dagegen eine Beobachtung infolge vollständiger Desorganisation der Chloroplasten fast ausgeschlossen. Die Chloroplasten liegen in den Zellen gewöhnlich dicht aneinandergedrängt, obwohl sie die Zellen der jungen Nadeln nicht völlig erfüllen, wodurch sie die ursprüngliche rundliche Gestalt verlieren und abgeplattete, zuweilen polygonale Hemmungsformen zeigen. Teilungszustände der Chloroplasten konnte ich in den jungen Nadeln nachweisen, trotzdem solche von den zwei aneinander liegenden Chloroplasten schwer zu unterscheiden sind. Aus demselben Grunde konnte ich keine möglicherweise vorkommende indirekte Teilung nachweisen. In den alten, vollständig ergrüneten Nadeln sind die Zellen vollgefüllt mit Chloroplasten, woraus eine stattgefundene Vermehrung derselben im Vergleiche mit den jungen Nadeln ersichtlich ist.

Nach genauer Beobachtung konnte ich zwischen den Chloroplasten gedrängte kleine Granula auffinden.

### **Cephalotaxus Fortunei Hook.**

Untersucht am 20. Februar 1908. Das stationäre Grün Gr. Kard. 13*f*—*g* wird im zweiten, vielleicht manchmal erst im dritten Jahre erreicht. Die Nadeln der letzten Vegetationsperiode wiesen zur Zeit der Untersuchung den Farbenton Gr. Kard. 13*k* auf. Die Chloroplasten werden im Wasser vollständig desorganisiert. Auch bei dem fixierten Material konnte

ich keine Teilungen mit Sicherheit nachweisen. Bei den alten Nadeln liegen hingegen die Chloroplasten so dicht aneinandergehäuft, daß wohl von einer stattgefundenen Vermehrung gesprochen werden kann. Ich konnte bei den letzteren auch keine Granula beobachten, welche ich dagegen bei den ersteren nachgewiesen habe. Wahrscheinlich sind solche auch bei den alten Nadeln vorhanden, jedoch sind sie zwischen die Chloroplasten gedrängt und infolge der großen Anzahl der letzteren nicht sichtbar.

### *Podocarpus laeta* Hoibrenk.

Untersucht am 15. Dezember 1907. Das Material stammt aus den Schönbrunner Gewächshäusern. Das stationäre Grün wird erst in der dritten Vegetationsperiode erreicht und erweist



Fig. 4.

Degenerationserscheinungen der Chloroplasten von *Podocarpus laeta*.

den Farbenton *O*: Gr. Kard. 13*g*, *U*: Gr. Kard. 13*p*. Die einjährigen (heurigen) Blätter waren noch ganz lichtgrün *O*: Gr. Kard. 13*o—p*, *U*: Gr. Kard. 13*qu*, die vorjährigen erwiesen etwas dunkleres Grün *O*: Gr. Kard. 13*k*, *U*: Gr. Kard. 13*p*. Die Blätter selbst zeigen ein ungleichmäßiges Ergrünen. Das Grün nimmt nämlich vom Rande gegen den medianen Hauptnerv des Blattes zu, in der Mitte, entlang des Hauptnervs z. B., zeigt ein zweijähriges Blatt den Farbenton *O*: Gr. Kard. 13*i*, dagegen am Rande noch den Ton *O*: Gr. Kard. 13*n*. Diese extremsten Farbtöne sind natürlicherweise durch Übergänge verbunden.

Die Chloroplasten verquellen im Wasser sehr leicht; meistens wird die Struktur völlig zerstört und in den Zellen nur eine grünliche, homogene Plasmamasse sichtbar. Die Beobachtung der Chloroplasten war kaum in einigen vollständig unversehrten Zellen möglich. Gar wenig nützte auch das Einlegen der Schnitte in Glycerin, Lein- oder Olivenöl. Zuweilen quellen die Chloroplasten nur bis zu einer gewissen Grenze an und in diesem Stadium tritt gewöhnlich eine

deutliche Randzone auf, eine Desorganisationserscheinung, welche ich nicht selten auch bei den anderen Objekten beobachtete (Fig. 4).

Bei der Untersuchung des fixierten Materials konnte ich in den jungen Blättern eine reichliche Vermehrung der Chloroplasten durch Teilung nachweisen. Beim Vergleiche des von einem alten Blatte mit dem von einem jungen Blatte gemachten Präparat kann man schon auf den ersten Blick eine stattgefundene Vermehrung der Chloroplasten wahrnehmen. Charakteristisch sind in den Zellen der älteren Blätter die kettenförmigen Reihen der Chloroplasten,<sup>1</sup> ein deutliches Zeichen, wie die Chloroplasten durch fortschreitende Teilung entstanden sind.

Die helle mittlere Zone wurde überhaupt bei allen sich teilenden Chloroplasten beobachtet, vielleicht kommt auch bei *Podocarpus laeta* nur der indirekte Teilungsmodus vor. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß auch die direkte Teilung als Vermehrungsvorgang vor sich geht, jedoch habe ich einen solchen, wie gesagt, an den wenigen unverquollenen Chloroplasten nicht beobachten können.

Granula sind in ziemlich großer Anzahl vorhanden, und zwar bei den jüngeren wie bei den älteren Blättern. Die Granula muß man hier von den ebenso kleinen mit Säurefuchsin intensiv gefärbten Fetttröpfchen gut unterscheiden. Solche kommen nämlich bei dieser Pflanze in den Blättern massenhaft vor, und zwar besonders in den langgestreckten Mesophyllzellen, welche manchmal voll von Fett erscheinen. In dem frischen Schnitte sind diese Fetttröpfchen klein, winzig, lichtbrechend und erst nach genauer Beobachtung sichtbar. Durch das Fixieren fließen sie zu größeren kugeligen Tröpfchen zusammen, welche manchmal auch größere unregelmäßige Körper bilden. Von der Fettnatur dieser mit Säurefuchsin intensiv rot gefärbten Tröpfchen konnte ich mich durch die Reaktion mit Osmiumsäure, wie auch mit Sudanglyzerin überzeugen.

---

<sup>1</sup> Haberlandt, Die Chlorophyllkörper der Selaginellen (Flora, 1888, p. 291).

### **Podocarpus nobilis Hort.**

Untersucht am 15. Dezember 1907. Auch diese Art von *Podocarpus* stammt aus den Schönbrunner Gewächshäusern. Ich untersuchte lichtgrüne, einjährige Blätter mit dem Farbenton *O*: Gr. Kard. 13*m*, *U*: Gr. Kard. 13*qu* und dunkelgrüne zweijährige Blätter mit dem stationären Farbenton *O*: Gr. Kard. 13*g*, *U*: Gr. Kard. 13*p*.

Diese Art von *Podocarpus* verhält sich nach meiner Untersuchung ganz wie die vorher beschriebene *Podocarpus laeta*. Die Vermehrung der Chloroplasten geht bei den jüngeren Blättern durch die direkte und indirekte Teilungsart vor sich. Granula sind auch vorhanden.

Eine andere, nicht näher bestimmte *Podocarpus*-Art zeigte ganz dasselbe Verhalten der Chloroplasten.

### **Araucaria excelsa R. Br.**

Untersucht am 2. Dezember 1907. Der heurige Trieb zeigt keinen einheitlichen grünen Farbenton. Wir sehen einen allmählichen Übergang von den jüngsten lichtgrünen bis zu den ältesten dunkelgrünen Nadeln. Das stationäre Grün wird in der zweiten Vegetationsperiode erreicht. Ich untersuchte die Nadeln mit den extremsten Farbentönen, einerseits die jüngsten mit dem Ton Gr. Kard. 13*l*, andererseits die ältesten mit dem stationären Ton Gr. Kard. 13*g*.

Die Chloroplasten der jüngeren Nadeln sind gegen Wasser viel weniger widerstandsfähig als die der älteren Nadeln. Die Vermehrung der Chloroplasten findet bei den jüngeren Nadeln statt, ja bisweilen sogar so rege, daß ich innerhalb einer Zelle über acht Teilungen beobachtet habe. Die Teilung geht gewöhnlich durch den direkten Einschnürungsvorgang vor sich, nicht selten aber beobachtete ich auch die indirekte Teilung. Die Zellen der älteren, besonders solche der stationär grünen Blätter, sind dicht gefüllt mit Chloroplasten, welche infolgedessen oft Hemmungsgestalten zeigen. Es ist also klar, daß mit dem fortschreitenden Ergrünen der ausgewachsenen Nadeln auch die Vermehrung der Chloroplasten vor sich geht.

Im Palisaden- wie auch im Schwammparenchym befinden sich überall große, mit Säurefuchsin intensiv gefärbte Granula.

### *Araucaria imbricata* Pav.

Untersucht am 6. Dezember 1907. Es wurden einjährige, zweijährige wie auch dreijährige Nadeln untersucht. Das stationäre Grün wird schon in zweiter Vegetationsperiode erreicht, und zwar mit dem Farbenton *O*: Gr. Kard. 13*h*, *U*: Gr. Kard. 13*k*. Bei den einjährigen Nadeln konstatierte ich den Ton *O*: Gr. Kard. 13*l*, *U*: Gr. Kard. 13*o*. Die Nadeln zeigen ein unregelmäßiges Ergrünen insoweit, daß dieses von der Spitze gegen die Basis der Nadel zunimmt.

Die Chloroplasten quellen im Wasser sehr wenig auf und erscheinen besonders widerstandsfähig. Bei den einjährigen Nadeln konnte ich sehr reichliche Vermehrung der Chloroplasten durch den direkten und indirekten Teilungsmodus nachweisen. Oft habe ich bei den zweijährigen, sogar auch dreijährigen Nadeln vereinzelt bisquitförmige Chloroplasten beobachtet. Ob dies tatsächlich Teilungszustände, bei welchen eine vollständige Abschnürung der Teilhälften wegen Raummangels in mit Chloroplasten vollgefüllten Zellen nicht stattfinden konnte, sind, oder ob es sich in diesem Falle um die Regeneration der Chloroplasten handelt, indem einige zerstört werden und dann neue gebildet werden, läßt sich nicht entscheiden.

Die Granula befinden sich in allen Blattgewebszellen zerstreut.

### *Abies pectinata* D. C.

Untersucht am 14. November 1907. Das stationäre Grün wird schon im zweiten Jahre erreicht und weist oberseits den Farbenton Gr. Kard. 13*f* auf. Einjährige (heurige) Nadeln zeigten den Farbenton *O*: Gr. Kard. 13*k*. Die Chloroplasten verquellen in den jungen Nadeln viel leichter als die in den alten, wo sie ziemlich widerstandsfähig erscheinen. Ein Unterschied im Quellungsvermögen ist auch im Palisaden- und Schwammparenchym bemerkbar. In den Palisadenparenchymzellen sind Chloroplasten gewöhnlich viel resistenter als solche

in den Schwammparenchymzellen, wo das starke Aufquellen eine vollständige Desorganisation der Chloroplasten zur Folge haben kann.

Die angeblich granuläre Struktur der Chloroplasten wird locker, man sieht nämlich das charakteristische Auftreten von dunkel gefärbten Pünktchen und der ganze Chloroplast erscheint von einem lichtbrechenden Rand umgrenzt.<sup>1</sup>

In den heurigen Nadeln sind die Zellen noch nicht vollgefüllt mit Chloroplasten, welche sich auffallend um die Vakuolen herum lagern. Die Teilungen, und zwar nur direkte Teilungen sind ziemlich schwer zu erkennen. Bei den stationär grünen alten Nadeln konnte ich absolut keine Teilungen nachweisen.

### *Abies Nordmanniana* Spach.

Untersucht am 20. Februar 1908. Das stationäre Grün *O: Gr. Kard. f—g* wird schon im zweiten Jahre erreicht. Die einjährigen Nadeln zeigten den Farbenton *O: Gr. Kard. 13m*. Im ganzen verhält sich diese *Abies*-Art wie die vorher besprochene *Abies pectinata*. Eine Vermehrung der Chloroplasten durch Teilung konnte ich an fixiertem Material nicht ermitteln, wahrscheinlich geht dieselbe nur durch den direkten Einschnürungsmodus vor sich.

Granula sind nicht sicher nachgewiesen.

### *Picea excelsa* (Poir) L. K.

Untersucht am 20. November 1907. Das stationäre Grün wird im zweiten Jahre mit dem Farbenton *O: Gr. Kard. 13g* erreicht. Die einjährigen Nadeln zeigten den Ton *O: Gr. Kard. 13k*. Die Chloroplasten quellen ziemlich an, jedoch wird die Struktur ganz wenig angegriffen. Die Zellen sind meistens dicht gefüllt mit Chloroplasten, so daß dieselben stellenweise abgeplattet, zuweilen geradezu polyedrisch erscheinen. Aus

---

<sup>1</sup> Dieselbe Erscheinung beschreibt schon Mayer (Das Chlorophyllkorn, Leipzig 1883, p. 13) bei aufgequollenen Chloroplasten.

diesem Grunde konnte ich auch bei einjährigen (heurigen) Nadeln keine Teilungen nachweisen.<sup>1</sup>

### *Pinus Laricio* Neilr.

Untersucht am 20. November 1907. Einjährige Nadeln waren bereits<sup>2</sup> gleichmäßig grün gefärbt: Gr. Kard. 13*i*. Zur Untersuchung gelangten auch die vorjährigen Nadeln mit dem stationären Farbenton: Gr. Kard. 13*d*. In beiden Fällen war die Beobachtung der Schnitte im Wasser unmöglich, weil die Chloroplastenstruktur vollständig zerstört und sodann nur eine grünliche, homogene Plasmamasse sichtbar wird. Bei fixiertem Material habe ich bei heurigen Nadeln die Zweiteilungen beobachtet, womit die Beobachtung Mikosch's bestätigt wird. Die Teilung geht wahrscheinlich nur durch den Einschnürungsmodus vor sich; die indirekte Teilung kann man bei fixiertem Material nicht feststellen. Bei den älteren zweijährigen Nadeln konnte ich hingegen keine Teilungen nachweisen.

Verschieden große Granula sind im ganzen Assimilationsgewebe vorhanden.

### *Pinus uliginosa* Neum.

Untersucht am 25. Februar 1908. Es wurden einjährige wie auch zweijährige Nadeln untersucht. Die ersteren wiesen den Farbenton Gr. Kard. 13*l* auf, die letzteren aber zeigten schon das stationäre Grün Gr. Kard. 13*f*.

Im allgemeinen verhält sich diese *Pinus*-Art wie die vorher besprochene *Pinus Laricio*. Die Vermehrung der Chloroplasten findet bei den ausgewachsenen, aber noch nicht vollständig ergrüntem Nadeln statt. Die Art der Teilung unbestimmt.

<sup>1</sup> Wie schon erwähnt, hat Mikosch bei dieser Pflanze auch keine Teilungen nachweisen können. Jedoch ist dies kein Beweis, daß die Vermehrung durch Teilung wirklich nicht stattfindet. Die von mir untersuchten Nadeln haben schon beinahe das spezifische Grün erreicht, was auch einer der Gründe ist, warum ich die bei den Nadeln in diesem Stadium selten vorhandenen Teilungen nicht wahrnehmen konnte.

<sup>2</sup> In jüngeren Stadien zeigt *Pinus Laricio*, wie Fröschel beobachtete (vgl. Wiesner, Lichtgenuß, I. c., p. 234 bis 235), ein ungleichmäßiges Ergrünen (von der Spitze gegen Basis) der Nadel.

Kleine und winzige Granula sind vorhanden, jedoch bei den alten Nadeln wegen der großen Anzahl Chloroplasten, welche die Zellen vollständig erfüllen, unsichtbar.

### *Dammara robusta* Moore.

Untersucht am 11. Dezember 1907. Das Material stammt aus den Schönbrunner Gewächshäusern. Die Blätter zeigen ein ungleichmäßiges Ergrünen; dieses nimmt von der Basis gegen die Spitze zu. Urteilend nach dem Gesamteindrucke, wiesen die letztjährigen Blätter den Farbenton *O*: Gr. Kard. 13*m*—*n*, *U*: Gr. Kard. 13*r* auf. Das stationäre Grün *O*: Gr. Kard. 13*f*, *U*: Gr. Kard. 13*p* wird in der zweiten Vegetationsperiode erreicht.

Die Chloroplasten erwiesen sich gegen Wasser wenig resistent und verquellen sehr leicht. Bei den ersteren habe ich zahlreiche Teilungen durch den direkten Einschnürungsvorgang beobachtet, woraus man auf eine stattfindende Vermehrung mit Bestimmtheit schließen kann.

### *Cryptomeria japonica* (L. f.) Don.

Untersucht am 14. November 1907. Das stationäre Grün: Gr. Kard. 13*h*—*i* wird erst in der dritten Vegetationsperiode erreicht. Die heurigen (letztjährigen) Triebe zeigten das Hellgrün im Ton Gr. Kard. 13*o* und die zweijährigen erweisen etwas dunkleres Grün im Ton Gr. Kard. 13*k*.

Die Quellbarkeit der Chloroplasten zeigt sich allgemein in ziemlich hohem Maße. Teilungen habe ich beobachtet, jedoch selten, und zwar meistens den indirekten Teilungsmodus. Die Vermehrung der Chloroplasten geht wahrscheinlich sehr langsam vor sich, was auch mit dem langsamen Ergrünen der Nadeln übereinstimmt.

Granula sind in großer Anzahl vorhanden.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Es sei noch folgendes erwähnt: Bei den ausgewachsenen einjährigen Nadeln habe ich sehr kleine und winzige Krystalle vom Calciumoxalat und nur einzelne ganz kleine Tröpfchen wahrscheinlich von ätherischem Öl beobachtet. Bei den zweijährigen und dreijährigen Nadeln hingegen sind diese Krystalle und Öltropfen völlig ausgebildet; die ersteren erfüllen die Zellen als große

***Cryptomeria elegans* Veitch.**

Untersucht am 29. Jänner 1908. Das Material stammt aus den Schönbrunner Gewächshäusern. Die jungen Nadeln dieser Pflanze zeigen ein sehr interessantes Ergrünen. Der kaum erwachsene einjährige Trieb ist blaßgelb bis blaßgrün. Die Nadeln selbst zeigen ein unregelmäßiges Ergrünen. Bei einer solchen ausgewachsenen Nadel konnte ich an der Spitze den lichtgrünen Ton Gr. Kard. 13*u* feststellen. Auf dem letztjährigen Triebe zeigt das Grün allmähliche Übergänge, so daß keine scharfe Grenze zwischen einjährigen, zweijährigen und dreijährigen Nadeln besteht. Die letzteren erreichen das stationäre Grün: Gr. Kard. 13*g*.

Was das Verhalten der Chloroplasten im Wasser anbelangt, so erweisen sich dieselben in den älteren Nadeln viel resistenter und widerstandsfähiger als in den jungen. Die folgenden Ergebnisse beziehen sich auf das fixierte Material.

In den Zellen der noch ganz blaßgrünen (Gr. Kard. 13*u*) Nadeln haben sich noch keine Chloroplasten ausgebildet. Das Zellplasma erscheint mit Säurefuchsin rötlich gefärbt und im Plasma konnte ich kleine, scharf differenzierte Körnchen beobachten, welche durch den Farbstoff intensiv rot gefärbt wurden und sich als Plastiden erwiesen. In den Zellen befinden sich immer nur wenige Plastiden in unregelmäßiger Form und in verschiedener Größe, manchmal in Teilung begriffen, doch auch als junge, ziemlich große Chloroplasten sind sie vorhanden. Bei solchen blaßgrünen Nadeln geht also die Vermehrung der Chloroplasten durch Neubildung aus Plastiden wie auch durch Teilung vor sich. Bei den etwas mehr ergrüntem Nadeln (mit dem Farbenton Gr. Kard. 13*qu*) konnte ich keine Plastiden mehr nachweisen. Es ist daher sehr zweifelhaft, ob die blaßgrünen Nadeln schon völlig ausgewachsen sind; wahrscheinlich ist bei solchen Nadeln, wenn auch die normale Größe erreicht ist, die innere Differenzierung noch nicht abgeschlossen und so

---

Krystallplättchen, die letzteren erreichen eine ansehnliche Größe und sind in verschiedener Form ausgebildet, in jeder Palisadenparenchymzelle in der Einzahl vorhanden. Die Ausbildung der Krystalle und Öltropfen fällt also in das zweite Jahr und schließt wahrscheinlich erst mit dem dritten Jahre ab.

entstehen auch die Chloroplasten aus Plastiden. Nicht selten aber auch bei den zweijährigen Nadeln direkte Teilungen

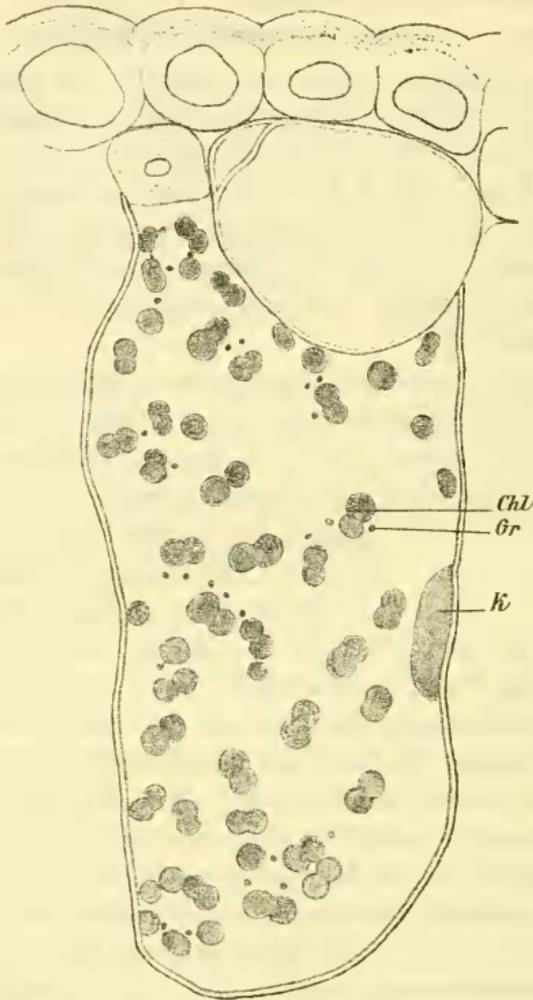


Fig. 5.

Palisadenzelle aus einem Blatte von *Sequoia sempervirens*. Sehr starke Chloroplastenvermehrung durch Teilung. *Chl*: Chloroplast, *Gr*: Granula, *K*: Zellkern (800mal vergr.).

beobachtet. Bei den dreijährigen stationär grünen Nadeln sind die Zellen vollständig mit Chloroplasten gefüllt, so daß auch polygonale Hemmungsformen entstehen. Charakteristi-

sche Granula konnte ich erst bei zweijährigen Nadeln nachweisen.<sup>1</sup>

### *Sequoia sempervirens* Endl.

Untersucht am 11. Dezember 1907. Das stationäre Grün wird schon im zweiten Jahre erreicht, und zwar mit dem Ton Gr. Kard. 13g. Die einjährigen Nadeln zeigten den Farbenton Gr. Kard. 13m.

Die Chloroplasten verquellen im Wasser sehr leicht, jedoch sind sie manchmal sehr widerstandsfähig. Einen Unterschied im Verhalten derselben gegen Wasser bei den jüngeren und älteren Nadeln konnte ich nicht wahrnehmen.

Bei den jungen (einjährigen) Nadeln habe ich eine reichliche Vermehrung der Chloroplasten nachgewiesen. In manchen Zellen beobachtete ich sogar über 15 Teilungen in verschiedenen Entwicklungsstadien (Fig. 5). Auch bei den zweijährigen Nadeln konnte ich hier und da einzelne Teilungszustände wahrnehmen. Die Teilung geht hier wahrscheinlich nur durch den direkten Einschnürungsvorgang vor sich.

Ziemlich große Granula sind im ganzen Assimilationsgewebe vorhanden.

---

Die folgende Tabelle möge die Ergebnisse der durchgeführten Untersuchungen in übersichtlicher Weise zur Anschauung bringen.

---

<sup>1</sup> Dies bestätigt auch die Beobachtung Zimmermann's (l. c., p. 50).

Die untersuchte Pflanze	Datum	Farbenton der Blätter	Vermehrung der Chloroplasten	Art der Teilung	Verhalten der Chloroplasten im Wasser	Granula vorhanden oder fehlend	Anmerkung
<i>Hedera helix</i>	2./VI. 1907	O: 13l U: 13r	Teilungen reichlich	Direkte und indirekte	Ziemlich resistent	Granula vorhanden	Die stattfindende Vermehrung der Chloroplasten wurde auch durch Zählen derselben nachgewiesen
		O: 13r U: 13k	Keine Teilungen nachweisbar	—	stark verquellbar	Granula vorhanden	
<i>Ruscus aculeatus</i>	14./XI. 1907	13k	Teilungen reichlich	Direkte und indirekte	Schwach quellbar	—	Größe der Chloroplasten im Durchmesser 3 bis 4 $\mu$
		13c	Keine Teilungen	—	Stark quellbar	—	Größe der Chloroplasten im Durchmesser 6 bis 8 $\mu$
<i>Evonymus japonica</i>	30./XI. 1907	O: 13k U: 13r	Einzelne Teilungen	Wahrscheinlich nur direkte	Stark verquollen und desorganisiert	—	—
		O: 14e-f U: 13p	Keine Teilungen nachweisbar	—	Stark verquollen	—	—

<i>Buxus sempervirens</i>	12./XI. 1907	O: 13g—h U: 13o	Seltene Teilungen	Direkte	Sehr stark verquollen	—	—
		O: 13e U: 13o	Keine Teilungen	—	Sehr stark verquollen	—	—
<i>Malpighia coccigera</i>	9./XII. 1907	O: 13qu U: 13r--u	Teilungen sehr reichlich	Direkte	Ziemlich resistent und oft deformiert	—	Größe der Chloroplasten im Durchmesser 2 bis 4 $\mu$
		O: 13p U: 13s	Teilungen sehr reichlich	Direkte	Ziemlich resistent und oft deformiert	—	—
		O: 13o U: 13r	Teilungen sehr reichlich	Direkte	Ziemlich resistent und oft deformiert	—	Größe der Chloroplasten im Durchmesser 4 bis 5 $\mu$
		O: 13m U: 13r	Teilungen sehr reichlich	Direkte	Ziemlich resistent und oft deformiert	—	—
		O: 13h U: 13r	Seltene Teilungen	Direkte	Ziemlich resistent und oft deformiert	—	—
		O: 13g U: 13qu	Keine Teilungen nachweisbar	—	Ziemlich resistent und oft deformiert	—	Größe der Chloroplasten im Durchmesser 4 bis 6 $\mu$

Die untersuchte Pflanze	Datum	Farbenton der Blätter	Vermehrung der Chloroplasten	Art der Teilung	Verhalten der Chloroplasten im Wasser	Granula vorhanden oder fehlend	Anmerkung
<i>Heteropterus argentea</i>	11./XII. 1907	O: 12 m — n	Teilungen reichlich	Direkte und indirekte	Schwach angequollen	—	—
		O: 13 g — h	Keine Teilungen nachgewiesen	—	Stark verquollen	—	—
<i>Hakea stuebeliens</i>	23./I. 1908	13 r	Teilungen ziemlich reichlich	Direkte (indirekte?)	Völlig desorganisiert	Granula wahrscheinlich vorhanden	—
		13 g — h	Keine Teilungen	—	Völlig desorganisiert	Mit Sicherheit nicht nachgewiesen	—
<i>Catolhammus atannata</i>	24./I. 1908	O: 13 m U: 13 r	Teilungen wahrscheinlich vorhanden	—	Vollständig desorganisiert	Mit Sicherheit nicht nachgewiesen	—
		O: 13 f U: 13 p	Keine Teilungen	—	Vollständig desorganisiert	Mit Sicherheit nicht nachgewiesen	—

<i>Cephalotaxus Fortunei</i>	20./I. 1908	13k	Keine Teilungen nachgewiesen	—	Vollständig desorganisiert	Granula vorhanden	Es ist mir nicht ge- lungen, die Teilun- gen nachzuweisen, ich halte aber für wahrscheinlich, daß solche vorhanden sind
		13f-g	Keine Teilungen nachgewiesen	—	Vollständig desorganisiert	Nicht nach- gewiesen, wahr- scheinlich aber vorhanden	
<i>Taxus baccata</i>	23./X. 1907	O: 13m-n U: 13r	Teilungen vorhanden	Direkte (indirekte?)	Leicht quellbar	Vorhanden	—
		O: 13g-h U: 13o	Seltene Teilungen	Direkte (indirekte?)	Leicht quellbar	Vorhanden	—
		O: 13d U: 13k	Keine Teilungen nachweisbar	—	Ziemlich resistent	Vorhanden	—
<i>Podocarpus laeta</i>	17./XII. 1907	O: 13o-p U: 13qu	Teilungen ziem- lich reichlich	Indirekte und direkte	Vollständig ver- quellen und des- organisiert	Vorhanden	—
		O: 13g U: 13p	Keine Teilungen	—	Vollständig ver- quellen und des- organisiert	Vorhanden	—

Die untersuchte Pflanze	Datum	Farbenton der Blätter	Vermehrung der Chloroplasten	Art der Teilung	Verhalten der Chloroplasten im Wasser	Granula vorhanden oder fehlend	Bemerkung
<i>Podocarpus nobilis</i>	15./XII. 1907	O: 13 m U: 13 qu	Teilungen ziemlich reichlich	Indirekte und direkte	Stark desorganisiert	Vorhanden	—
		O: 13 g U: 13 p	Keine Teilungen	—	Stark desorganisiert	Vorhanden	—
<i>Araucaria excelsa</i>	2./XII. 1907	13 l	Teilungen sehr reichlich	Direkte und indirekte	Schwach und wenig verquollen	Granula vorhanden	—
		13 g	Keine Teilungen nachweisbar	—	Ziemlich resistent	Granula vorhanden	—
<i>Araucaria imbricata</i>	6./XII. 1907	O: 13 e U: 13 o	Teilungen ziemlich reichlich	Direkte und indirekte	Wenig aufgequollen	Wenige Granula vorhanden	—
		O: 13 h U: 13 k	Keine Teilungen nachweisbar	—	Ziemlich resistent	Wenige Granula vorhanden	—

<i>Abies pectinata</i>	14./XI. 1907	13 k	Seltene Teilungen	Direkte	Stark auf- gequollen	—	—
		13 f	Keine Teilungen	—	Wenig auf- gequollen	—	—
<i>Abies Nord- manniana</i>	20./II. 1908	13 m	Sehr seltene Teilungen	—	Stark ver- quollen	—	—
		13 g	Keine Teilungen nachweisbar	—	Stark ver- quollen	—	—
<i>Picea excelsa</i>	17./XI. 1907	13 k	Keine Teilungen nachgewiesen	—	Stark ver- quollen	—	—
		13 g	Keine Teilungen nachgewiesen	—	Stark ver- quollen	—	—
<i>Pinus Laricio</i>	20./XI. 1907	13 i	Teilungen vorhanden	Direkte	Sehr stark verquollen	Vorhanden	—
		13 d	Keine Teilungen	Direkte	Meist völlig desorganisiert	Vorhanden	—

Die untersuchte Pflanzc	Datum	Farbenton der Blätter	Vermehrung der Chloroplasten	Art der Teilung	Verhalten der Chloroplasten im Wasser	Granula vorhanden oder fehlend	Bemerkung
<i>Pinus uliginosa</i>	25./II. 1907	13l	Teilungen vorhanden	Direkte	Vollständig desorganisiert	Vorhanden	—
		13f	Keine Teilungen	—	Vollständig desorganisiert	Vorhanden	—
<i>Dammara robusta</i>	11./XI. 1907	O: 13m U: 13r	Teilungen vorhanden	Direkte	Stark aufgequollen	—	—
		O: 13f U: 13p	Keine Teilungen nachweisbar	—	Stark aufgequollen	—	—
<i>Cryptomeria japonica</i>	14./XI. 1907	13o	Teilungen reichlich	Indirekte, auch direkte	Stark aufgequollen	Kleine Granula reichlich vorhanden	Calciumoxalatkristalle und Öltröpfchen noch nicht ausgebildet
		13k	Sehr seltene Teilungen	Indirekte, auch direkte	Stark aufgequollen	Kleine Granula reichlich vorhanden	Calciumoxalatkristalle und Tropfen von Öl völlig ausgebildet
		13i	Keine Teilungen nachweisbar	—	Stark aufgequollen	Kleine Granula reichlich vorhanden	—



## Schlußbetrachtung.

## Über Tiefgrünwerden des immergrünen Laubes.

Wie schon früher hervorgehoben, beruht die Sättigung der grünen Laubfarbe im allgemeinen (nach Wiesner<sup>1</sup>) 1. auf der Chlorophyllpigmentbildung und 2. auf der Abnahme des Xanthophylls im Verhältnis zum Chlorophyll. Im bezug auf die erste Bedingung habe ich, wie man aus der tabellarischen Übersicht klar ersieht, bei etwa 20 Pflanzengattungen, meistens den immergrünen Nadelhölzern (Coniferen) konstatiert, daß diese Neubildung des Chlorophyllfarbstoffes immer an neugebildete Farbstoffträger, d. h. Chloroplasten, gebunden ist. Diese Vermehrung der Chloroplasten geht ausschließlich<sup>2</sup> durch den Teilungsprozeß vor sich. Nur in einigen Fällen, wie bei *Calothamnus alaunata*, *Cephalotaxus Fortunei* und *Picea excelsa*, habe ich Teilungen nicht mit Sicherheit beobachten können, was auf weit fortgeschrittenes Tiefgrünwerden des untersuchten Materials zurückzuführen ist. Abgesehen von diesen wenigen zweifelhaften Fällen bin ich doch geneigt, auf Grund des Befundes einer stetigen Beziehung der Chloroplastenvermehrung zu dem Tiefgrünwerden immergrüner Blätter bei allen untersuchten Holzgewächsen den Satz Wiesner's (l. c.) zu verallgemeinern. Es ergibt sich daraus, daß das in späteren Vegetationsperioden erfolgende Tiefgrünwerden des immergrünen Laubes, insbesondere der immergrünen Nadelbäume, immer mit einer Vermehrung der Chloroplasten verbunden ist.

Damit ist aber die Zunahme der individuellen Intensität in der Färbung der grünen Chloroplasten gar nicht in Abrede gestellt. Wir können natürlich den Chloroplasten als wirklichen Trägern des grünen Farbstoffes ein spezifisches stationäres Grün, d. h. ein spezifisches Maximum der Sättigung der

<sup>1</sup> Vgl. Wiesner, l. c., p. 241.

<sup>2</sup> Über den einzigen Fall der Chloroplastenbildung aus Plastiden der *Cryptomeria elegans* gilt das früher Gesagte. Vgl. p. 1357.

protoplasmatischen Grundsubstanz der Chloroplasten mit dem Chlorophyllpigment, zuschreiben, aber wann dieses Maximum erreicht wird, können wir nicht entscheiden. Die verschiedenen Nuancen der grünen Färbung lassen sich an mikroskopisch kleinen Chloroplasten nicht beurteilen; man kann höchstens nur im äußersten Falle von blaßgrünen und dunkelgrünen Chloroplasten reden. Man könnte annehmen, daß die Chloroplasten mit der völligen Ausbildung auch ihr spezifisches Maximum der Farbstoffsättigung erreichen, jedoch ist auch kein Grund vorhanden, daß dies erst viel später eintritt. Übrigens ist die grüne Färbung der Blätter und ihrer Chloroplasten, den verschiedenen äußeren Einflüssen (Licht,<sup>1</sup> Kälte,<sup>2</sup> winterliche Verfärbung<sup>3</sup>) unterworfen, woraus sich auch die mannigfaltige Variation der spezifischen Laubfarbe ergibt. Gerade in diesem Falle handelt es sich nicht um eine Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes, welcher später neugebildet werden kann.<sup>4</sup> Ich halte es auch für nicht ausgeschlossen, daß mit der Zunahme der Färbung bei ausgewachsenen immergrünen Blättern einigermaßen die Zunahme der individuellen Intensität in der Färbung der Chloroplasten verbunden sein kann. Wie die Beobachtung von *Malpighia coccigera* und *Ruscus aculeatus* zeigt, kann auch die individuelle Größenzunahme der Chloroplasten als begleitende Erscheinung des Tiefgrünerwerdens, d. h. der Chlorophyllfarbstoffvermehrung, auftreten. Die Größenunterschiede der Chloroplasten bei den jungen und bei den alten Blättern der erwähnten Pflanzen erweisen klar,

---

<sup>1</sup> Wiesner, Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze. Festschrift, Wien 1876. — Wiesner, Lichtgenuß, I. c., p. 227.

<sup>2</sup> Wiesner, wie vorher, p. 224.

<sup>3</sup> G. Haberlandt, Die Untersuchung über die Winterfärbung ausdauernder Blätter. Diese Sitzungsberichte, Bd. 77 (1876). — Kraus, Über die winterliche Färbung immergrüner Gewächse. Bot. Zeit., 1872.

<sup>4</sup> Nach dem von Cäcilie Stein untersuchten Falle (Wiesner, I. c., p. 224) bei vergilbten Tannennadeln ist das neue Ergrünen derselben der Hauptsache nach auf eine Neubildung des Chlorophyllpigmentes und nur teilweise auf die Wiederherstellung der in Kälte teilweise zerstörten Chloroplasten zurückzuführen.

daß mit einer fortschreitenden Vermehrung die Chloroplasten auch an der individuellen Größe zunehmen.

Die Vermehrung der Chloroplasten, damit auch das Ergrünen bei ausgewachsenen immergrünen Blättern geht im allgemeinen sehr langsam vor sich.<sup>1</sup> Unter der mutmaßlichen Voraussetzung, daß die Dauer eines Teilungsprozesses im ganzen eine ziemlich konstante<sup>2</sup> ist, kann man nach der Anzahl der vorhandenen Teilungen innerhalb einer Zelle auf die Stärke der Vermehrung approximativ schließen. Gewöhnlich konnte ich nur zwei bis drei, auch weniger Teilungsstadien in einer Zelle beobachten, jedoch kann diese Zahl auch viel größer sein, wie z. B. bei *Sequoia sempervirens*, wo ich ein besonders reichliches Auftreten von Teilungen — über 15 — beobachten konnte. In den meisten Fällen geht diese Vermehrung im Palisadenparenchym viel lebhafter als im Schwammparenchym vor sich, was auch mit dem Unterschied im Ergrünen der Blattober- und -unterseite übereinstimmt. Manchmal zeigen verschiedene Blätter mit demselben Farbenton verschieden rege Chloroplastenvermehrung, was gar nicht unerwartet erscheint, wenn wir ihre individuellen Organisationsverhältnisse und die mannigfachen Ursachen berücksichtigen, welche das Zustandekommen des spezifischen Grüns bewirken.

Aus dieser Auseinandersetzung ersieht man deutlich, daß das Tiefgrünerwerden des immergrünen Laubes kein einheitlicher Vorgang ist, sondern daß dieses vielmehr auf einem Komplex von Erscheinungen beruht, von welchen die stets an Chloroplastenvermehrung gebundene Chlorophyllbildung als Hauptursache

---

<sup>1</sup> Dies gibt auch Wiesner (l. c., p. 230) für Coniferen an. Er führt das auf den Mangel jedweder Lichtschutzeinrichtung bei ausgewachsenen Coniferennadeln gegen Chlorophyllzerstörung zurück. Durch einen Papierschirm abgeblendet, wie es der Versuch zeigt, tritt an den Sprossen viel stärkeres Ergrünen ein.

<sup>2</sup> Über die Dauer eines Teilungsprozesses liegen in der Literatur meines Wissens keine Angaben vor und wir haben auch tatsächlich keinen einzigen Anhaltspunkt, nach welchem dieselbe beurteilt werden könnte. Die oben erwähnte Annahme beruht auf der gewöhnlichen Auffassung.

wirkt und die Abnahme des Xanthophylls im Verhältnis zum Chlorophyll, die mit der Vermehrung fortschreitende individuelle Größenzunahme der Chloroplasten und vielleicht unter Umständen überdies eine individuelle Intensitätszunahme der Chloroplastenfärbung als jeweilige Begleiterscheinungen vorkommen.

### Über die Teilung der Chloroplasten.

Die Teilung der Chloroplasten kann, wie erwähnt, auf zweierlei Weise vor sich gehen: erstens allgemein durch die direkte<sup>1</sup> und zweitens seltener durch die indirekte Teilung, d. h. nach dem *Hartwegia*-Typus.<sup>2</sup> Dieser Bezeichnung bediene ich mich nicht auf Grund einer Vergleichung des Teilungsvorganges der Chloroplasten mit dem Kernteilungsvorgange, wie es Schmitz (l. c., p. 5) angibt, sondern aus dem einfachen Grunde, weil jede Chloroplastenteilung ein immer, wenn auch manchmal nur bis zu einer gewissen Grenze sich vollziehender Einschnürungsvorgang ist.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Diese direkte Art der Teilung oder eine vollständige Einschnürung (entdeckt von Nägeli 1846) wurde durch zahlreiche Beobachtungen (Hofmeister 1851, Milde 1852, Sachs 1862, Sanio 1864, Kny 1872 u. a.) als allgemeiner Vermehrungsvorgang der Chloroplasten anerkannt. Vgl. Meyer, Das Chlorophyllkorn, Leipzig 1883.

<sup>2</sup> Vgl. Fußnote 1, p. 1339.

<sup>3</sup> Von Schimper (Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde, Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XVI, 1885, p. 191) wurde schon betont, daß sich immer vor der Bildung der hellen mittleren Zone eine gewisse, mehr oder weniger starke Einschnürung der in die Länge gezogenen und zur Teilung vorbereiteten Chloroplasten vollzieht und dann erst die grüne Substanz auf entgegengesetzte Pole auseinandergeht, womit dieser typische Vorgang gekennzeichnet ist. Meine in dieser Beziehung gemachten Beobachtungen decken sich vollkommen mit diesen. Wie sich dieser Vorgang weiter entwickelt und wie eine völlige Zweiteilung erfolgt, ist nach bisherigen Untersuchungen noch nicht ganz klar. Mikosch (l. c., p. 44) selbst gibt an, »daß die beiden polaren Partien weiter auseinanderrücken, die farblose Zone immer schwächer wird, bis sie endlich ganz verschwindet, womit die Teilung beendet wird«. Dieses Auseinanderrücken ist aber schon manchmal aus Mangel des Raumes nicht möglich und die vollständige Abschnürung findet doch statt. Schaarschmidt (Über die Teilung des

Die zweite Art der Teilung nach dem *Hartwegia*-Typus ist in sehr wenigen Fällen beobachtet worden. Nach dem Entdecker Mikosch (l. c.) hat Mayer (l. c.) auch bei den Blättern von *Hartwegia comosa* und Schimper<sup>1</sup> später noch bei *Iris germanica* die indirekte Teilung nachgewiesen; von Schmitz (l. c.) her sind ähnliche »Zerschneidungsvorgänge« der Algenchromatophoren bekannt.<sup>2</sup> Wie man aus den vorliegenden Untersuchungen ersieht, ist es mir gelungen, diese indirekte Teilung bei mehreren untersuchten Pflanzen als sicher zu beobachten, und zwar bei: *Hedera helix*, *Ruscus aculeatus*, *Heteropteris argentea*, *Taxus baccata*, *Cryptomeria japonica*, *Araucaria excelsa*, *Araucaria imbricata*, *Podocarpus laeta* und *Podocarpus nobilis*. Die helle mittlere Zone beobachtete ich bei diesen Pflanzen besonders schön und deutlich auf den außerhalb der Schnitte im Wasser liegenden und in Teilung begriffenen Chloroplasten. In diesem Falle ist aber auch eine Täuschung in der Beobachtung ausgeschlossen, welche bei in den Zellen liegenden Chloroplasten sehr leicht vorkommen kann, da gewöhnlich mit der hellen Zone versehene, in Teilung begriffene Chloroplasten von zwei einfach nebeneinander liegenden sehr schwer zu unterscheiden sind.

---

Chlorophylls, Refer. Bot. Zeit., 1880, I, p. 457) stellte sich diesen nicht so einfachen Vorgang als Auseinanderweichen der Fibrillen der protoplasmatischen Grundmasse vor, was aber durch Schimper (l. c.) und Schmitz widerlegt worden ist. Schmitz spricht von einer »Zerschneidung«. Meiner Meinung nach ist aber auch eine vollständige Einschnürung der hellen protoplasmatischen Mittelzone nicht ausgeschlossen. Ohne Rücksicht auf diesen Endvorgang ist, wie gesagt, immer die Vorbedingung bei dieser Art der Teilung ein gewisser Einschnürungsvorgang, welcher in diesem Falle als Gegensatz der direkten Teilung oder Einschnürung als »indirekte Teilung« bezeichnet werden kann.

<sup>1</sup> Schimper, l. c., p. 191.

<sup>2</sup> In neuester Zeit ist von Küster (Beiträge zur Physiologie und Pathologie der Pflanzenzelle, Zeitschr. für allgem. Physiologie, 1904, Bd. IV, 2. u. 3. Heft, p. 221 bis 243) die Teilung nach dem *Hartwegia*-Typus bei *Funaria hygrometrica* beobachtet und gleichzeitig im Vergleich mit der Vakuolisierung der Chloroplasten als eine Degenerationserscheinung bezeichnet worden. Derselbe Forscher erwähnt noch, daß es ihm gelungen ist, durch verschiedene Eingriffe (mehrtägige Verdunklung in 0.50/0 Knopp'scher Nährlösung) den Teilungsvorgang von äußeren Einflüssen abhängig zu machen.

Schimper (l. c.) machte schon darauf aufmerksam, daß bei *Hartwegia* wie auch bei *Iris* neben der indirekten auch die direkte Teilung vorkommt. Nach den Beobachtungen von Schmitz<sup>1</sup> können sich bei den Algen die beiden Teilungsarten vielfach kombinieren. Ich selbst habe auch in fast allen erwähnten Fällen die beiden Teilungsarten nebeneinander vorkommend beobachtet. Schon diese Umstände neben anderen<sup>2</sup> weisen entschieden darauf hin, daß die beiden Teilungsarten keine entgegengesetzten und spezifisch verschiedenartigen Vorgänge sind, deren Auftreten voraussichtlich an bestimmte Bedingungskomplexe gebunden sein dürfte.

### Über das Verhalten der Chloroplasten im Wasser.

Das Verhalten der Chloroplasten in verschiedenen Flüssigkeiten wurde schon von mehreren Forschern, welche sich mit dem Chloroplastenstudium befaßt haben, in Betracht gezogen und speziell von Bredow<sup>3</sup> in einer Schlußfolgerung folgendermaßen zusammengefaßt: »Die Widerstandsfähigkeit der Chromatophoren verschiedener Pflanzen, ja selbst derjenigen ein und derselben Pflanze, Reagentien, ja selbst Wasser gegenüber ist oft verschieden, während die einen schon durch Wasser völlig zerstört werden, bleiben andere oft energischen Reagentien gegenüber widerstandsfähig.« Es ergaben sich bei meiner

<sup>1</sup> Schmitz, Die Chromatophoren, Bonn 1882.

<sup>2</sup> Vgl. Anmerkung 1, p. 1370. — In neuester Zeit ist von H. Priestley und A. Irving (The Struktur der Chloroplast considered in Relation to its Function, Annals of Botany, Vol. XXI, Nr. LXXXIII, July 1907, p. 407 bis 413) ähnliche Spaltung der Chloroplasten bei *Selaginella* und *Chlorophytum*, hervorgerufen durch den Einfluß von verdünnter Salz- und Zuckerlösung, beschrieben. Solche Spaltung kann nur im Lichte und unter Kohlensäure-assimilation an den lebenden Chloroplasten zustande kommen. Eine Erklärung dieses Vorganges wird in der Struktur des Chloroplasten gesucht, da, wie die beiden Forscher fanden, nur das innere farblose Stroma durch erwähnte Zusätze zur Quellung gebracht wird und dadurch die äußere, gar nicht gequollene Chlorophyllzone infolge Spannung einfach gespalten wird. Es ist auch die Vermutung ausgesprochen, daß auch die normale Teilung in derselben Weise vor sich geht.

<sup>3</sup> H. Bredow, Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren. Pringsh. Jahrb. für wiss. Botanik, Bd. 22, p. 414.

Untersuchung interessante Quellungsverhältnisse der Chloroplasten. Es zeigte sich in einigen Fällen, daß bei ein und derselben Pflanze die Chloroplasten in verschiedenen Altersstadien verschiedenes Quellungsvermögen besitzen. Ich erinnere nur an *Hedera helix*, *Ruscus aculeatus*, *Heteropteris argentea* und *Dammara robusta*, bei welchen Pflanzen die Chloroplasten in den jungen Blättern viel resistenter und weniger quellbar erscheinen als solche in den alten Blättern. Bei einigen anderen Pflanzen, wie *Taxus baccata*, *Abies pectinata*, *Picea excelsa*, *Araucaria excelsa* und *Araucaria imbricata* zeigt sich gerade der umgekehrte Fall; die Chloroplasten in den jungen Blättern sind viel leichter desorganisierbar als die der älteren. Bei anderen untersuchten Pflanzen konnte ich keinen solchen Unterschied im Quellungsvermögen der Chloroplasten wahrnehmen; meistens sind dieselben sehr stark quellbar, so daß sie gewöhnlich in der Folge eine vollständige Desorganisation erfahren. Manchmal zeigen die Chloroplasten bei ein und derselben Pflanze in ein und demselben Altersstadium verschiedene Quellbarkeit.

Nicht selten beobachtete ich bei einigen Pflanzen, wie *Abies pectinata* und *Podocarpus laeta* (Fig. 4), und zwar besonders im Blatt Mesophyllzellen charakteristische Quellungsstadien, bei welchen um den aufgequollenen und granuliert erscheinenden Chloroplasten eine helle, hyaline Randzone hervortritt.<sup>1</sup> Dies hat schon öfter mehreren Forschern Anlaß zur Auffassung gegeben, daß die Chloroplasten eine ursprünglich vorhandene Membran besitzen.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Wie schon erwähnt (p. 1354 dieser Arbeit), hat bereits Meyer diese Erscheinung beschrieben.

<sup>2</sup> Das Vorhandensein einer wirklichen Chloroplastenmembran wird von Mayer (l. c., p. 13) und Schmitz (Pringsh. Jahrb., Bd. XV, p. 167) bestritten. Bredow (l. c., p. 413), Frank Schwarz (Die morpholog. und chem. Zusammensetzung des Protoplasmas, Breslau 1887, p. 42) und Kny (Bot. C. Bl. 73 (1898), p. 438) glauben, eine Plasmamembran um das Chlorophyllkorn nachgewiesen zu haben. Küster (l. c., p. 239) spricht sich folgendermaßen aus: »Möglicherweise entsteht diese Haut erst während und infolge unserer experimentellen Eingriffe; ihre Ergebnisse lassen daher zwingende Schlüsse auf den Bau des normalen Chlorophyllkornes nicht ohne weiteres zu.« Tatsächlich ist bis jetzt eine Chloroplastenmembran nur von Haberlandt (Ber. der

### Über das Vorkommen von Granula.

Zimmermann, der Entdecker der Granula, hat eine Reihe von Pflanzen bezüglich des Vorkommens dieser Körnchen untersucht und ihr Auftreten nur selten vermißt. Wie man aus den vorgeführten Untersuchungen ersieht, war es mir möglich, bei mehreren Pflanzen, und zwar hauptsächlich bei Coniferen, von welchen Zimmermann nur einige untersuchte, Granula zu beobachten. Es sind das folgende: *Taxus baccata*, *Pinus uliginosa*, *Cryptomeria japonica*, *Cryptomeria elegans*,<sup>1</sup> *Araucaria excelsa*, *Araucaria imbricata*, *Sequoia sempervirens*, *Podocarpus lacta* und *Podocarpus nobilis*. Bei Nichtconiferen, wie z. B. bei *Hakea suaveolens* und *Calothamnus alauuata*, konnte ich dieselben nicht mit Sicherheit nachweisen.

Was die Lagerung der Granula in der Zelle anbetrifft, so erwähnt Zimmermann, daß dieselben gewöhnlich sich in der Nähe der Chloroplasten befinden. Diese Lagerungsweise ist nach meiner Beobachtung manchmal sehr auffallend, da beinahe alle Granula vereinzelt oder zu zweit nebeneinander den einzelnen Chloroplasten anliegen. Daß Granula wirklich in einer Beziehung zu den Chloroplasten stehen, bleibt nur eine mutmaßliche Angabe. Jedoch besteht sehr wahrscheinlich eine entwicklungsgeschichtliche Beziehung zwischen beiden, welche die Annahme zuläßt, daß die Granula als protoplasmatische Körper ähnlicher Beschaffenheit wie die Chloroplasten ebenso wie diese aus protoplasmatischen Anlagen, d. h. aus Plastiden entstehen. Noch interessanter ist diese Lagerung, wie sie z. B. bei *Sequoia sempervirens* (Fig. 6) vorkommt. In den Zellen des Assimilationsgewebes bilden sich gewöhnlich einige Vakuolen. Die Chloroplasten liegen dicht an deren Wand und zwischen die Chloroplasten drängen sich die Granula, so daß gewöhnlich

---

deutschen Bot. Ges., XXIII, 1905, p. 441) bei *Selaginella Martensii* Spreng. mit Sicherheit festgestellt. Jedoch ist diese Plasmahaut der Chloroplasten von *Selaginella* mit der angeblichen Chloroplastenmembran nicht zu vergleichen, weil sie nur auf der Konkavseite des Chloroplasten auftritt und nach Haberlandt als lichtperzipierendes Organ dient.

<sup>1</sup> Bei dieser Pflanze hat auch Zimmermann (l. c., p. 50) Granula nachgewiesen, bei *Pinus longifolia* nicht mit Sicherheit.

um die Vakuole herum ein vollständiger Kranz von Chloroplasten und Granula gebildet wird. Nicht selten habe ich aber die Granula auch freiliegend im Protoplasma<sup>1</sup> beobachtet.

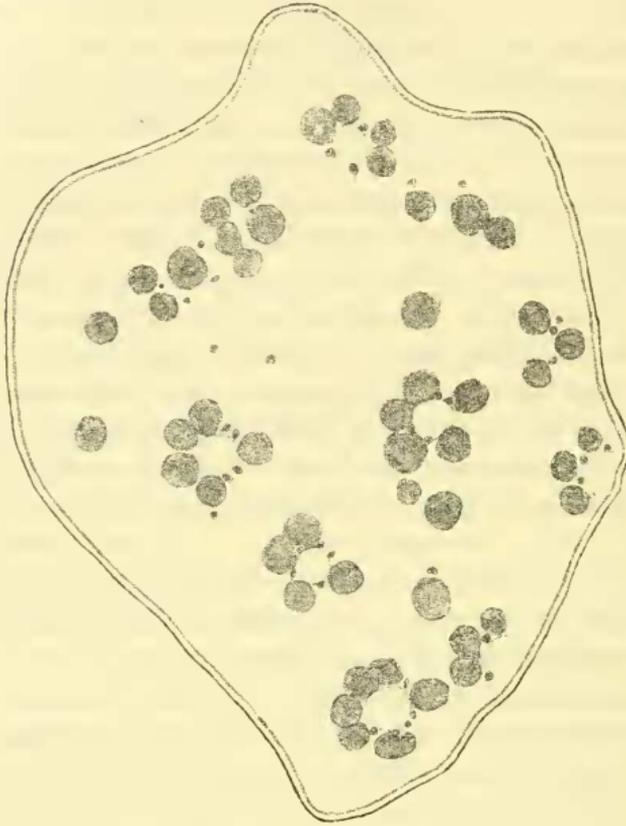


Fig. 6.

Schwammparenchymzelle aus einem Blatte von *Sequoia sempervirens*.  
Die Lagerung der Chloroplasten und der Granula um die Vakuolen  
(800mal vergr.).

<sup>1</sup> Ich möchte noch darauf hinweisen, daß über die Bedeutung und Funktion dieser interessanten protoplasmatischen Gebilde in der Zelle noch gar wenig bekannt ist. Zimmermann (l. c., p. 52) hat die Granula in eine Beziehung zum Stoffwechsel zu bringen versucht.

## Zusammenfassung.

1. Die Angabe Wiesner's, daß das Tiefgrünwerden der immergrünen Blätter der Holzgewächse nicht nur auf der Neubildung des Chlorophylls, sondern auch auf der Abnahme des Xanthophylls im Verhältnis zum Chlorophyll, wie auch auf der jeweiligen Chloroplastenvermehrung beruht, kann ich auf Grund der durchgeführten Untersuchung folgendermaßen bestätigend ergänzen:

a) Daß bei ausgewachsenen Blättern immergrüner Holzgewächse ein Fortschreiten des Ergrünes auch unter Neubildung von Chloroplasten stattfinden kann, habe ich für die folgenden Pflanzen konstatiert: *Hedera helix*, *Ruscus aculeatus*, *Evonymus japonica*, *Buxus sempervirens*, *Malpighia coccigera*, *Heteropteris argentea*, *Hakea suaveolens*, *Taxus baccata*, *Podocarpus laeta*, *Podocarpus nobilis*, *Araucaria excelsa*, *Araucaria imbricata*, *Abies pectinata*, *Abies Nordmanniana*, *Pinus Laricio*, *Pinus uliginosa*, *Dammara robusta*, *Cryptomeria japonica*, *Cryptomeria elegans* und *Sequoia sempervirens*.

b) Es ergibt sich, daß das in späteren Vegetationsperioden erfolgende Tiefgrünwerden des immergrünen Laubes, insbesondere der immergrünen Nadelhölzer, immer mit einer Vermehrung der Chloroplasten verbunden ist.

c) In einigen Fällen (*Malpighia coccigera* und *Ruscus aculeatus*) kann die Vermehrung der Chloroplasten mit der individuellen Größenzunahme derselben verbunden sein.

2. Auf Grund der vorgeführten Ergebnisse kann man das Zustandekommen der tieferen Färbung der ausgewachsenen Blätter immergrüner Holzgewächse als einen Komplex von Erscheinungen deuten, von welchen die stets an Chloroplastenvermehrung gebundene Chlorophyllbildung als Hauptursache wirkt; sie wird unter Umständen von der Abnahme des Xanthophylls im Verhältnis zum Chlorophyll (Stein), von der mit der Vermehrung fortschreitenden individuellen Größenzunahme der Chloroplasten und vielleicht überdies von einer individuellen Intensitätszunahme der Chloroplastenfärbung begleitet.

3. Die Vermehrung der Chloroplasten erfolgt bei den ausgewachsenen Blättern immergrüner Holzgewächse ausschließlich durch den Teilungsvorgang, und zwar nach den beiden Modalitäten der direkten und indirekten Teilung, welche in der Regel nebeneinander vorkommen. Die letztere, d. h. die Einschnürung in der hellen mittleren Zone habe ich bei folgenden Pflanzen beobachtet: *Hedera helix*, *Ruscus aculeatus*, *Heteropteris argentea*, *Podocarpus laeta*, *Podocarpus nobilis*, *Araucaria excelsa*, *Araucaria imbricata* und *Cryptomeria japonica*.

---

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Hofrat Prof. Dr. Julius Wiesner für die Anregung zu dieser Arbeit sowie auch für die lebenswürdige Unterstützung bei ihrer Durchführung meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Privatdozenten Dr. K. Linsbauer bin ich für die mir bei meiner Arbeit erteilten Ratschläge zu besonderem Danke verpflichtet.

---